

Л. В. Ветчинникова
А. Ф. Титов
Т. Ю. Кузнецова



КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА:

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И СПОСОБЫ РАЗМНОЖЕНИЯ



Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр Российской академии наук»
Институт леса КарНЦ РАН
Институт биологии КарНЦ РАН
Всероссийская общественная организация
«Русское географическое общество»

Л. В. Ветчинникова, А. Ф. Титов, Т. Ю. Кузнецова

**КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА:
БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
И СПОСОБЫ РАЗМНОЖЕНИЯ**

Учебно-методическое пособие

Петрозаводск
2018

УДК 582.632.1:57.082.262:581.16 (075)

ББК 28.54я7

В39

Рецензенты:

доктор биологических наук В. В. Таланова

доктор биологических наук Н. П. Чернобровкина

*Публикация осуществлена при финансовой поддержке
Всероссийской общественной организации
«Русское географическое общество»*



Ветчинникова Л. В.

В39 Карельская береза: биологические особенности и способы размножения: Учебно-методическое пособие / Л. В. Ветчинникова, А. Ф. Титов, Т. Ю. Кузнецова. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2018. – 51 с.: ил. 24. Библиогр. 29 назв.

ISBN 978-5-9274-0808-5

В учебно-методическом пособии представлены данные о биологических особенностях одного из наиболее редких видов древесных растений – карельской березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, обладающей высокоценной узорчатой текстурой древесины. Кратко описаны история изучения карельской березы, ее ареал, наиболее характерные отличительные особенности, а также основные способы ее семенного и вегетативного размножения. Особое внимание уделено клональному микроразмножению *in vitro*. В сжатой форме представлены современные методы выращивания посадочного материала. Даны некоторые практические рекомендации по размножению карельской березы.

Для студентов средних и высших учебных заведений биологического и лесохозяйственного профиля, школьников и всех любителей природы.

УДК 582.632.1:57.082.262:581.16 (075)

ББК 28.54я7

ISBN 978-5-9274-0808-5

© Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Кузнецова Т. Ю., 2018

© ФИЦ «Карельский научный центр РАН», 2018

© Институт леса КарНЦ РАН, 2018

© Институт биологии КарНЦ РАН, 2018

© Всероссийская общественная организация
«Русское географическое общество», 2018

ВВЕДЕНИЕ

Древесные растения, в том числе и произрастающие на территории Фенноскандии, обычно имеют прямоволокнистую или слабо-выраженную текстуру древесины. Тем не менее среди широко распространенного здесь рода *Betula* (Береза) встречаются отдельные представители, отличающиеся декоративной узорчатой древесиной. К ним прежде всего относится *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. Вероятно, благодаря первым сведениям о распространении этой березы в Карелии, а главное – использованию ее узорчатой древесины местным населением она получила свое название «карельская береза».

Древесина карельской березы является твердой и тяжелой (930 кг/м³ сырой массы), обладает высокой прочностью во всех направлениях и при этом характеризуется особой красотой и привлекательностью. Поэтому она широко используется для изготовления сувениров, мебели и древесных орнаментов. Образцы старинной мебели и других изделий из карельской березы представлены в музеях Москвы и Санкт-Петербурга, а также в Швеции, Финляндии, Германии. Благодаря своей уникальности древесина карельской березы высоко ценится на мировом рынке и в отличие от других древесных растений продается на вес в килограммах, а не в кубических метрах. Сейчас, когда первоначальный интерес к искусственным материалам, широко используемым в быту, заметно снизился, это делает продукцию из карельской березы еще более востребованной и ценной.

Карельская береза в природных популяциях встречается исключительно на северо-западе континентальной Европы, причем на очень небольших по площади территориях, изолированных друг от друга. Во многих случаях в последние годы зафиксировано уменьшение ее численности, а следовательно, сокращение ее генофонда.

Неслучайно в соответствии с системой Международного союза охраны природы (МСОП) карельская береза отнесена к категории 2EN, т. е. к числу исчезающих, находящихся в опасном состоянии видов, включена в перечень видов деревьев и кустарников, заготовка древесины которых запрещена на всей территории России, а также внесена в Красную книгу Республики Карелия. Поэтому в последние десятилетия проблеме сохранения и искусственного воспроизводства карельской березы уделяется все большее внимание, особенно в Скандинавских странах и Финляндии.

В силу ограниченности ресурсов карельской березы в Республике Карелия также неоднократно поднимался вопрос о необходимости ее охраны и сохранении. В результате здесь были организованы заказники, созданы семенные плантации, архивы клонов и лесные культуры. Однако, несмотря на принимаемые меры, в последние 20–30 лет отмечено резкое сокращение численности деревьев карельской березы в природных популяциях вплоть до полного ее исчезновения в отдельных районах республики. Так, если в 50-е годы в Карелии в естественных условиях произрастало примерно 4 тысячи деревьев карельской березы, то к 2018 году их количество снизилось более чем на две трети. Это произошло в силу нескольких причин. В 1990-е годы резко возрос объем незаконных рубок, в результате даже в некоторых заказниках карельская береза оказалась на грани полного исчезновения. В то же время длительное отсутствие регулярных уходов в культурах, созданных в 1970–1980-е годы, вызвало отставание в росте карельской березы, которая не выдержала конкуренцию с сопутствующими породами и травянистой растительностью. Кроме того, большинство деревьев карельской березы, произрастающих в природных популяциях, по своему возрасту (70 лет и более) находятся сегодня на поздней генеративной и даже постгенеративной стадии развития и характеризуются резким снижением репродуктивной функции. Ускорение процессов сокращения ресурсов карельской березы также вызывают некоторые ее биологические особенности: расщепление признаков в потомстве, наличие латентного (скрытого) периода в формировании узорчатой текстуры в древесине, низкая конкурентоспособность

по сравнению с другими древесными породами и т. д. Зачастую негативное влияние на рост и развитие карельской березы оказывают колебания природно-климатических факторов, что делает ее плодоношение крайне нестабильным: высокоурожайные годы чередуются с годами средне- и малоурожайными (особенно заметно это проявилось в последние два десятилетия). Поэтому к началу 21-го века карельская береза оказалась в Карелии под угрозой исчезновения и проблема сохранения и восстановления ее генофонда приобрела особую остроту, требуя принятия срочных мер для ее решения. Дополнительным фактором, усугубляющим ситуацию, является то, что на всем протяжении ареала у нее фактически отсутствует жизнеспособный подрост.

ГЛАВА 1

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

1.1. Краткая история изучения

Карельская береза привлекает к себе внимание исследователей уже более двухсот лет. В России первые сведения о березе, которая «внутренностью походит на мрамор», относятся к 18-му веку, когда по приглашению Екатерины I с 1727 по 1753 г. специалист лесного дела из Германии Фердинанд Габриель Фокель обследовал леса Санкт-Петербургской, Олонецкой, Новгородской и Архангельской губерний. Итогом его 25-летней работы в России стала книга по лесоводству, подготовленная им к 1752 году, но вышедшая в свет только в 1766 году (уже при правлении Екатерины II), через 13 лет после смерти автора. В финской литературе первое упоминание о березе с узорчатой древесиной («visa») относится к 1745 году. Сто лет спустя, в 1857 году, отечественный ученый К. Е. Мерклин впервые дал карельской березе латинское название *Betula pendula* Roth var. *carelica* Mercklin.

Однако по-настоящему систематические исследования карельской березы были начаты лишь в 20-м веке. Так, к 1920–1930-м годам уже довольно полно были описаны места ее произрастания в Финляндии и в России. Основоположником изучения карельской березы в нашей стране стал ученый-лесовод к.с.-х.н. Н. О. Соколов, который фактически стал ее первооткрывателем. Значительный вклад в изучение селекционно-генетических особенностей карельской березы и ее искусственное разведение в Республике Карелия внес к.с.-х.н. В. И. Ермаков. Научное сопровождение при создании культур карельской березы в лесхозах республики осуществляла профессор Московского лесотехнического института д.б.н. А. Я. Любавская. Исследовательский интерес к карельской березе у школьников многие годы развивал к.с.-х.н. К. А. Андреев, возглавлявший с 1971 по 2005 год Малую лесную академию. В 1990-х годах в Институте леса Карельского научного центра РАН создана

экспериментальная база по клональному микроразмножению карельской березы и начаты целенаправленные работы по внедрению новых биотехнологий в практику лесного хозяйства нашей республики. В результате на базе лаборатории лесных биотехнологий (под руководством д.б.н. Л. В. Ветчинниковой) создана *in vitro* коллекция клонов редких растений семейства *Betulaceae*, в которой представлено около 100 генотипов карельской березы разного географического происхождения. В 2016 году коллекция получила официальный статус (<http://forestry.krc.karelia.ru/section.php?plang=r&id=2635>), была зарегистрирована на сайте «Современная исследовательская инфраструктура Российской Федерации» (<http://www.ckp-rf.ru/usu/465691/>) и является основой для выращивания посадочного материала карельской березы.

1.2. Ареал карельской березы

В настоящее время карельская береза произрастает в Северной и Восточной Европе, местами – в Центральной Европе. Наиболее крупные ее насаждения находятся на территории Республики Беларусь. В природных условиях она сохранилась также в России, Швеции и Финляндии. Встречается в Норвегии, Польше, Словакии, Украине, Эстонии, Латвии, изредка – в Дании, Германии, Чехии и Литве. Ареал карельской березы сформировался в процессе длительной эволюции представителей рода *Betula* L. исключительно в специфических природно-климатических условиях северо-запада континентальной Европы. На всем протяжении своего ареала лесов она не образует, произрастает одиночно или небольшими группами преимущественно в хорошо освещенных местах и поэтому чаще обнаруживается на обочинах дорог, на опушках леса и на каменистых почвах (там, где плохо приживаются другие виды древесных растений). В одних популяциях количество сохранившихся растений карельской березы исчисляется единицами, а в других – несколькими десятками и редко сотнями, поэтому ресурсы ее весьма ограничены, а ареал является фрагментированным.

В нашей стране наибольшее количество деревьев карельской березы в естественных условиях произрастает на территории

Республики Карелия. Единично она зафиксирована в Ленинградской, Смоленской, Костромской, Владимирской, Калужской, а также в Псковской, Новгородской, Брянской и Ярославской областях.

Следует отметить, что при интродукции карельская береза хорошо растет и на Кольском полуострове (67° с. ш.), и в Узбекистане (40° с. ш.). Во второй половине 20-го века она активно выращивалась в Московской области, на Урале, в Башкортостане, в Омской области, в Воронежской и Кировской областях, в Республике Марий Эл, Ульяновской области и ряде других, а также в Латвии и Украине. Попутно заметим, что потомство карельской березы, высаженное в условиях, резко отличающихся от естественного ареала, сохраняет оригинальные декоративные признаки узорчатой древесины, что является дополнительным свидетельством ее генетической обусловленности.

1.3. Биологические особенности карельской березы

Бытует мнение, что карельская береза – низкорослое растение, имеющее сильно изогнутый ствол. В ряде случаев это соответствует действительности, но своими листьями, сережками (и семенами), белым цветом коры с грубыми трещинами у основания ствола карельская береза очень похожа на березу повислую (*Betula pendula* Roth), ботанической разновидностью которой и является. Несмотря на внешнее сходство с березой повислой, полиморфизм и внутривидовое разнообразие карельской березы проявляется по целому ряду признаков, включая форму роста, тип поверхности ствола, насыщенность рисунка древесины, цвет коры и т. д. Причем это разнообразие проявляется независимо от местообитания, т. е. не только в разных условиях, но и в сходных и даже одинаковых условиях. И все равно найти карельскую березу в естественных местах произрастания и особенно в лесу нелегко. Ее поиск и диагностика требует не только усилий, но и определенных навыков даже у специалистов лесного хозяйства. По сравнению с березой повислой она обычно ниже по высоте, крона у нее более редкая, «плакучесть» ветвей почти отсутствует, а кора более грубая и толстая.

На всем протяжении ареала основными формами роста у карельской березы являются высокоствольная, короткоствольная и кустообразная (рис. 1). В природных условиях встречаются также и переходные формы, особенно между короткоствольной и высокоствольной. Кроме древовидных форм, у карельской березы изредка встречаются растения кустовидной и кустарниковой формы роста (рис. 2, А, Б). В отличие от кустарниковой формы, кустовидные являются многоствольными и не имеют общего ствола в прикорневой части. Кустарниковая форма может быть темнокорой. В природных популяциях встречаются также деревья карельской березы, имеющие многоствольную, или гнездовидную, форму роста (рис. 2, В).

При невысокой плотности насаждений ведущая роль в формовом составе карельской березы принадлежит короткоствольной форме роста (до 50–60 %). На долю деревьев высокоствольной формы роста приходится до 10–15 %, а кустообразная составляет около 25–30 %, причем количество последней увеличивается по направлению к южной части ареала карельской березы.

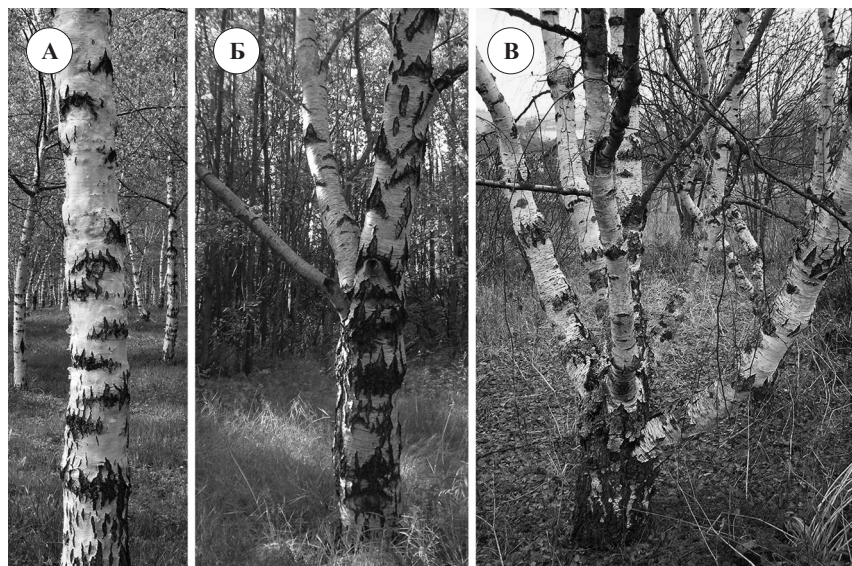


Рис. 1. Основные формы роста карельской березы: высокоствольная (А), короткоствольная (Б), кустообразная (В)

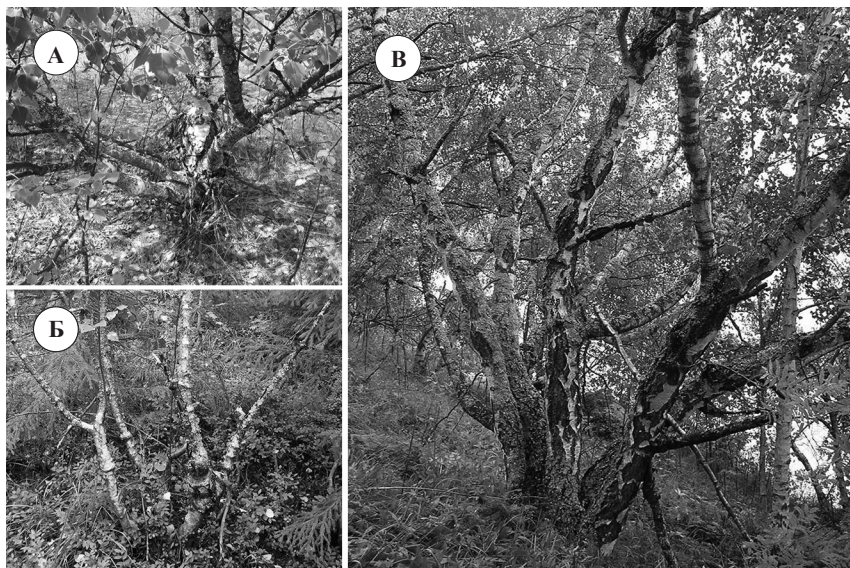


Рис. 2. Редкие формы роста карельской березы: кустарниковая (А), кустовидная (Б) и гнездовидная (В)

Для изготовления шпона (строганого или лущеного) чаще используют деревья высоко- и короткоствольной формы роста, а для изготовления небольших по размеру сувениров (включая бижутерию) предпочитают кустообразные и кустарниковые формы, у которых при характерном для них замедленном вертикальном и радиальном росте обычно происходит формирование более насыщенного и «утонченного» рисунка в древесине.

Главная отличительная особенность карельской березы заключается в наличии у нее оригинальной узорчатой текстуры древесины (рис. 3, А, В), которая создается благодаря сочетанию зигзагообразного расположения годичных слоев, темноокрашенных включений и ряду других признаков по сравнению с прямоволокнистой древесиной, обычно характерной как для березы повислой, так и для березы пушистой (рис. 3, Б, Г). Однако визуально образование узорчатой древесины обнаруживается не сразу, а, как правило, лишь спустя 8–10 лет с начала развития растений (рис. 4, А). Более того, у одних

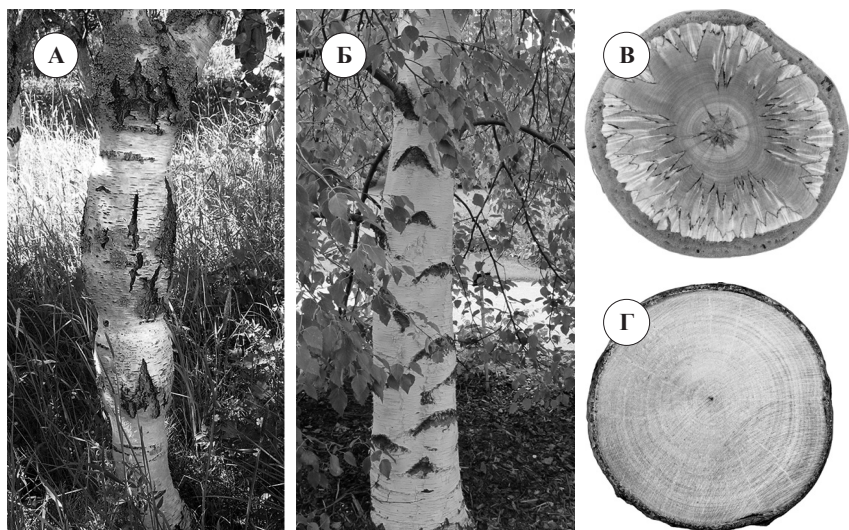


Рис. 3. Внешний вид карельской березы (А), березы пушистой (Б) и соответственно поперечные спилы их стволов (В, Г)

растений визуальные признаки могут проявляться уже в возрасте 3–5 лет, а у других – только в 15–25 (рис. 4, Б, В) и даже в 40 лет.

Наличие узорчатой текстуры в древесине можно установить по косвенным признакам, к которым, в частности, относятся утолщения или выпуклости, визуальны различимые на поверхности

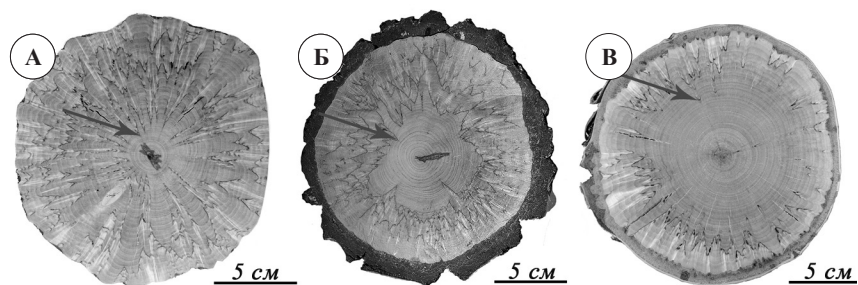


Рис. 4. Начало формирования узорчатого рисунка в древесине стволов карельской березы (указано стрелкой) на 8-й (А), 15-й (Б), 25-й (В) годы развития

ствола, изредка они бывают и на скелетных ветвях кроны. Основными типами поверхности ствола являются ребристый, мелкобугорчатый и шаровидноутолщенный (рис. 5). Исходя из типа поверхности ствола карельской березы можно даже ориентировочно определить плотность рисунка в древесине. Так, ребристый тип поверхности ствола, как правило, свидетельствует лишь о слабой волнистости волокон древесины, шаровидноутолщенный – о наличии выраженного часто крупноузорчатого рисунка преимущественно в древесине утолщений и относительно слабом проявлении или его полном отсутствии в «перехватах». Наиболее равномерное и плотное размещение узорчатой текстуры в древесине наблюдается у мелкобугорчатого типа поверхности ствола.

При удалении коры, что легко сделать в период активного транспорта ассимилятов (в центральной и южной Карелии это июнь-июль), обнаруживаются прямые признаки, свидетельствующие о наличии узорчатой текстуры в древесине деревьев. Они выражаются в виде рельефной или ямчатой поверхности с многочисленными эллипсовидными углублениями, несколько вытянутыми вдоль ствола (рис. 6, А). У других видов березы поверхность древесины в основном ровная прямоволокнистая и гладкая (рис. 6, Б).

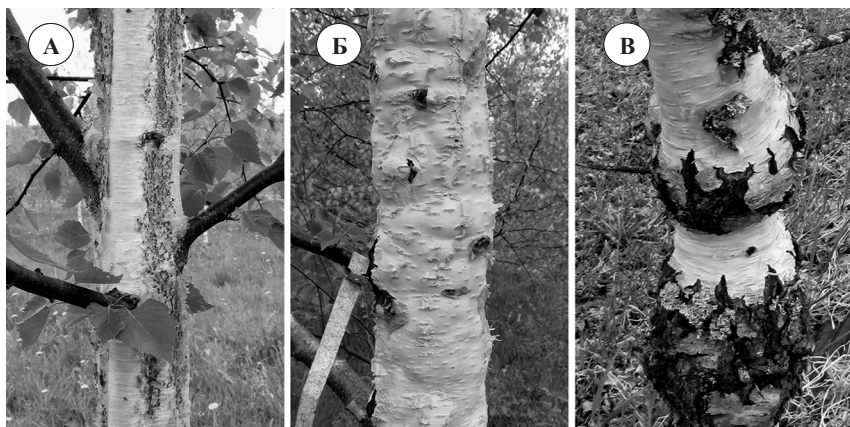


Рис. 5. Типы поверхности ствола карельской березы: ребристый (А), мелкобугорчатый (Б) и шаровидноутолщенный (В)

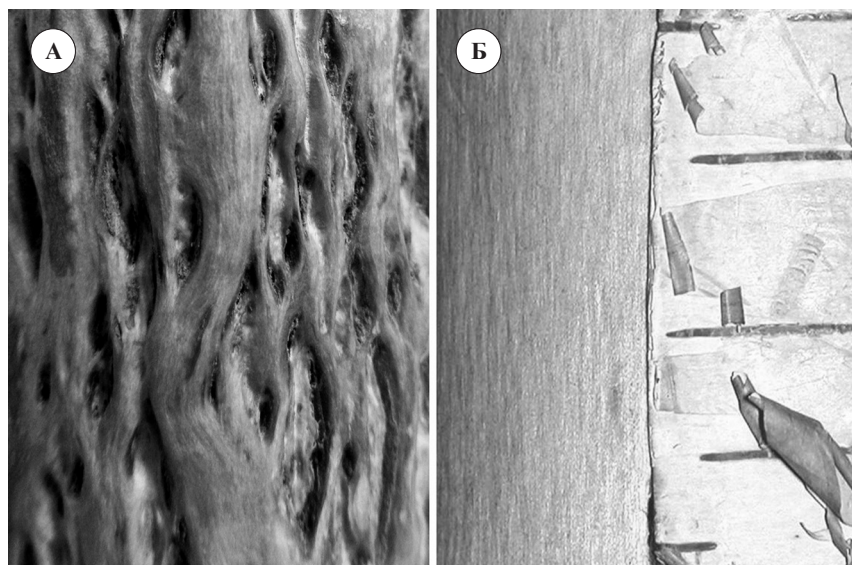


Рис. 6. Поверхность древесины ствола после снятия коры: рельефная – у карельской березы (А) и ровная прямоволокнистая – у березы пушистой (Б)

На внутренней стороне коры карельской березы имеются соответственно форме и размерам ямок килевидные выступы. Отдельные участки ровной поверхности на стволе наблюдаются и у узорчатых особей карельской березы, но обычно они преобладают в верхней части ствола и/или на боковых побегах (ветвях).

Способность карельской березы произрастать на каменистых почвах и в других местах, менее благоприятных для других древесных пород, скорее объясняется ее низкой конкурентоспособностью и необходимостью поиска незанятых ниш с достаточной освещенностью для нормального роста и развития. Неслучайно существует явно выраженная взаимосвязь между уровнем освещенности и процессом формирования узорчатой текстуры древесины: при недостатке света рисунок в древесине карельской березы может сформироваться односторонним, а не по всему диаметру ствола или по мере затенения постепенно прекращать свое развитие (рис. 7).

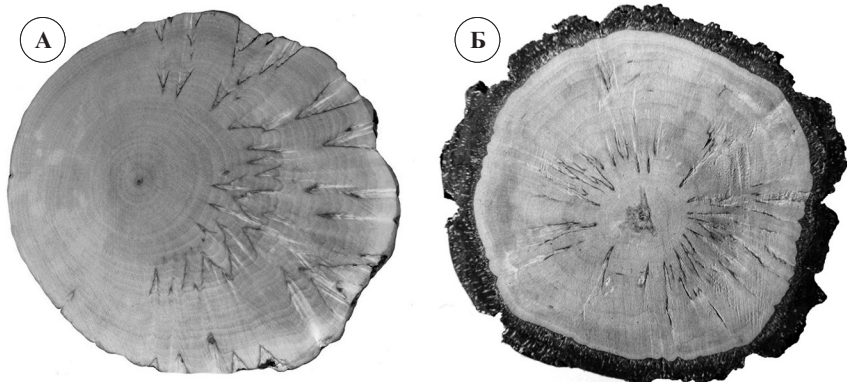


Рис. 7. Примеры одностороннего формирования (А) или ослабления интенсивности развития (Б) узорчатой текстуры в древесине ствола (поперечные спилы) карельской березы, связанные с разными световыми условиями или плотностью насаждения

Таким образом, несмотря на широкое распространение представителей рода *Betula* L. в северном полушарии, карельская береза произрастает исключительно на северо-западе континентальной Европы. Она обладает неповторимой узорчатой древесиной, и эта уникальная особенность передается по наследству. Очевидно, что присущие карельской березе биологические особенности и ее внутривидовое разнообразие позволили ей закрепиться на определенной территории, природно-климатические условия которой способствовали ее появлению и сохранению. Однако длительная и зачастую бесконтрольная эксплуатация карельской березы на протяжении не менее пяти столетий привела к значительному сокращению ее ресурсов, ставя под вопрос в целом ряде мест ее дальнейшее существование.

ГЛАВА 2

ОСНОВНЫЕ СПОСОБЫ РАЗМНОЖЕНИЯ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Карельская береза, как и большинство других древесных растений, может размножаться как семенным, так и вегетативным способом (рис. 8). В естественных условиях у нее преобладает семенное размножение. Благодаря способности к вегетативному возобновлению карельская береза, как и многие другие виды березы, в результате эволюционного развития приобрела способность восстанавливать утраченные части надземных органов или локальные повреждения. Например, при утрате верхушки побега ближайшая к ней почка дает удлинненный побег замещения, принимающий вертикальное положение. В то же время при искусственном вегетативном воспроизводстве береза обоснованно относится к трудноразмножаемым древесным объектам.

2.1. Семенное размножение

В природных условиях карельская береза, подобно всем представителям рода Береза, размножается преимущественно семенами. Ее генеративное развитие, как и у всех покрытосеменных растений, состоит из нескольких важнейших взаимосвязанных физиологических процессов: цветения, опыления, оплодотворения и формирования семени, которые связаны с цветком (или соцветием), и имеет двухлетний цикл.



Рис. 8. Способы размножения карельской березы

Мужские соцветия (сережки) у карельской березы после заложения становятся визуально заметными в условиях южной Карелии уже в июне, т. е. в начале лета (год заложения), к началу зимы достигают в длину около 2 см. Формирование пыльцы завершается следующей весной, обычно в середине мая (год цветения) (рис. 9, А, В). К началу цветения за счет разрыхления мужские соцветия увеличиваются в размерах почти вдвое. В целом процесс формирования пыльцы продолжается почти полный календарный год, и ее развитие существенным образом зависит от погодно-климатических условий (температура, влажность и др.).

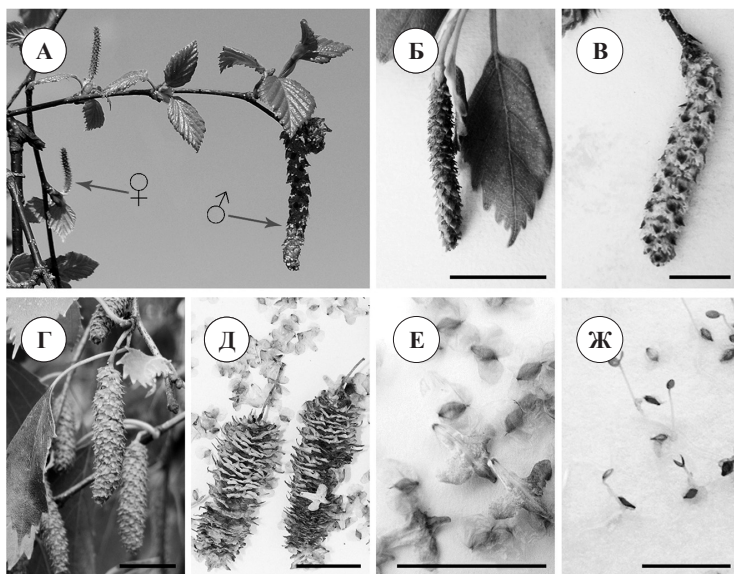


Рис. 9. Внешний вид генеративных органов карельской березы в весенне-летний период развития в условиях южной Карелии: пестичные цветки (♀) и тычиночные (♂), собранные в соцветия, 1-я половина мая (А); пестичные цветки с пурпурными рыльцами ко времени опыления, 1-я половина мая (Б); зрелая пыльца, высыпаящаяся из тычиночных соцветий, 1-я половина мая (В); плодовые сережки в период молочной спелости, 1-я половина июня (Г); зрелые плодовые сережки (Д), рассыпающиеся на семена и плодовые чешуйки (Е), конец июля – 1-я половина августа; проростки семян (Ж) (масштабная линейка – 1 см)

Формирование женских генеративных органов начинается с момента их закладки во второй половине июня (год заложения), а развитие семяпочек происходит в мае следующего года (год цветения) (рис. 9, А). Женские (пестичные) цветки (♀) у березы мелкие и собраны в соцветия – сережки, которые формируются и зимуют внутри пазушных смешанных почек, внешне слабо отличимых от вегетативных. Весной женские соцветия становятся визуально заметными, поскольку при раскрытии почек их рост направлен вертикально вверх (рис. 9, А). Цветут березы одновременно с распусканием листьев или через несколько дней после начала их распускания. Ко времени опыления нитевидные рыльца у пестичных цветков становятся пурпурными (рис. 9, Б). Этот период в развитии женской генеративной сферы совпадает с массовым пылением мужских соцветий (♂) (рис. 9, В) и является недолгим, зависящим от условий внешней среды, в первую очередь от температуры и влажности воздуха. Вследствие этого сроки цветения карельской березы из года в год варьируют и зависят главным образом от суммы эффективных температур. Пороговой среднесуточной температурой начала вегетации березы, как и у большинства видов растений умеренной зоны, считается +5 °С. Более низкие температуры воздуха приостанавливают сезонное развитие растений, но с потеплением оно продолжается. После опыления и оплодотворения пестичные соцветия трансформируются в плодовые сережки (рис. 9, Г), которые созревают в конце июля – начале августа (рис. 9, Д). Полный цикл развития женских сережек с созреванием семян растянут таким образом на 14–15 месяцев, включая два соседних вегетационных сезона.

Плодоношение у карельской березы в условиях Карелии начинается примерно в 10-летнем возрасте (у привитых растений может происходить уже на следующий год после прививки). Заготовка семян проводится обычно вручную путем сбора плодовых сережек с растущих деревьев. При созревании плодовые сережки рассыпаются на семена (плод – односемянный орешек длиной 1–3 мм с двумя перепончатыми крылышками) и трехлопастные плодовые (прицветные) чешуйки (рис. 9, Д, Е). Чешуйки не оказывают влияния на качество семян, а при посеве выступают своеобразным разрых-

лителем почвы. Семена у карельской березы очень мелкие: средняя масса 1000 штук (без плодовых чешуек) составляет всего 0,17 г (при варьировании значений от 0,06 до 0,29 г).

Всхожесть семян (рис. 9, Ж) колеблется от 3 до 81 %, ее низкие значения, очевидно, связаны с образованием пустых семян (часто вследствие партенокарпии), а также с повреждением их грибом склеротинией (*Sclerotinia betulae* Woron.) или березовым комариком (*Cecidomyia betulae*). На севере (например, в Карелии) всхожесть семян, кроме того, в значительной степени зависит от срока их сбора и от климатических условий вегетационного периода. Наилучшее качество имеют семена, собранные в августе (позднее они могут осыпаться). Вследствие быстрой потери всхожести семена карельской березы, как правило, не хранятся более 1–2 лет, поэтому обычно сеют либо осенью семенами текущего года сбора, либо весной семенами прошлого года. В отдельные годы семена могут отсутствовать вообще, поскольку у карельской березы, как и у большинства других видов березы, наблюдается неравномерное плодоношение: высокоурожайные годы чередуются с годами средне- и слабоурожайными (особенно заметно это проявилось в начале 21-го века). В соответствии с характерным для нее типом размножения карельская береза относится к перекрестноопыляемым ветроопыляемым растениям, что теоретически могло бы привести к увеличению генетического разнообразия в ее популяциях, а также к расширению занимаемых ими территорий. Однако результаты исследований не подтверждают этого.

Первые опытные культуры карельской березы семенного происхождения в Карелии были заложены в 1934 году Н. О. Соколовым на территории Петрозаводского лесхоза (ныне ботанический заказник «Береза карельская у деревни Царевичи»). С 1948 года их начали планомерно создавать на вырубках путем посева семян на подготовленные площадки. Позднее было установлено, что при свободном опылении у карельской березы можно получить большое количество семян, но закрепить в потомстве ценные признаки узорчатой текстуры древесины удастся не всегда. Не следует также ожидать и активного расселения карельской березы в результате свобод-

ного опыления на новых для нее территориях. Более того, из семян отдельно стоящей карельской березы вероятность появления в потомстве особей с узорчатой древесиной невелика и может составлять всего 2–3 %, в лучшем случае до 25 % или несколько больше.

Вероятно, поэтому первые культуры, созданные без учета биологических особенностей карельской березы, оказались среднего и низкого уровня по лесоводственным и селекционным характеристикам. В дальнейшем при искусственном выращивании карельской березы, наряду с отбором ее лучших высокодекоративных форм в природных популяциях, важное место стало отводиться контролируемому опылению (гибридизации), которое позволяет сохранить и воспроизвести разнообразие генетического материала, свойственное этому уникальному объекту. Процесс получения гибридных семян включает в себя изоляцию женских сережек (рис. 10), предварительный сбор пыльцы с тычиночных цветков мужских сережек с заранее отобранных деревьев карельской березы (см. рис. 9, В) и ручной перенос ее на рыльца пестиков женских цветков.

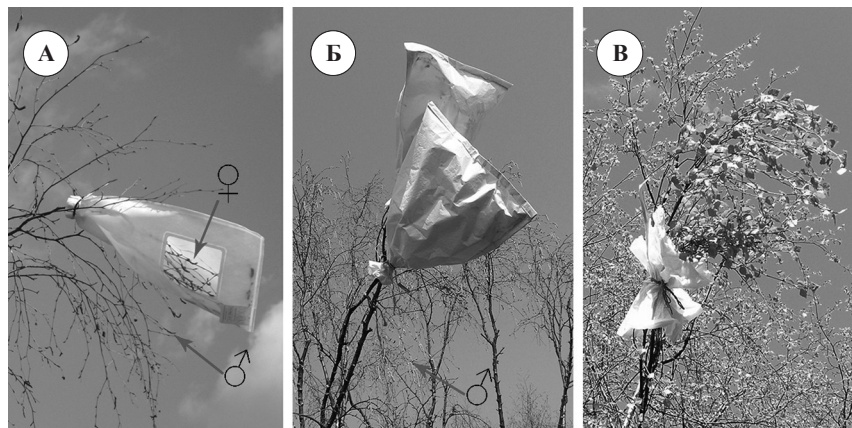


Рис. 10. Изоляция пестичных соцветий (♀) до начала (А) и в момент цветения тычиночных цветков (♂) (Б) при проведении контролируемого опыления (1-я декада мая, южная Карелия). Снятие изоляторов по завершению пыления с обязательным маркированием побегов, участвующих в скрещивании, для дальнейшего сбора с них семян (В) (3-я декада мая, южная Карелия)

Первые работы по гибридизации карельской березы были выполнены в Швеции в 1940–1943 годах. В России подобные исследования проводились в 1950-е годы в Московской области, в 1960-е годы – в Карелии, в 1970–1980-е годы – в Костромской области.

На основании длительного испытания гибридов первого поколения (F_1) установлено, что при контролируемом опылении деревьев, обладающих ярко выраженными признаками узорчатой текстуры в древесине, наследственные свойства гибридных семян значительно улучшаются, а в потомстве возрастает доля растений с признаками, характерными для карельской березы. Вместе с тем потомство, полученное даже от деревьев, обладающих ярко выраженными признаками узорчатой древесины, всегда представлено двумя группами – узорчатыми и безузорчатыми. Соотношение их между собой различно, но при контролируемом опылении число узорчатых растений в потомстве карельской березы может достигать 80–90 %. В таком случае при использовании семян гибридного происхождения к возрасту рубки можно получить 100 %-е насаждение карельской березы. Именно поэтому в селекции карельской березы необходимо применять контролируемое опыление, а для создания лесосеменных плантаций и лесных культур – использовать семена, полученные в результате контролируемого опыления между собой особей с узорчатой древесиной.

Таким образом, карельская береза в природных условиях размножается главным образом семенами, но при этом в потомстве обязательно присутствуют особи с признаками как узорчатой текстуры древесины, так и обычной прямоволокнистой. Применение искусственного контролируемого опыления позволяет существенно увеличить долю растений, имеющих узорчатую древесину.

2.2. Вегетативное размножение

2.2.1. Вегетативное размножение в природных условиях

В природных условиях наиболее распространенным способом вегетативного размножения у карельской березы является порослевое возобновление (см. рис. 8). Поросль обычно появляется из придаточных почек у основания ствола (пнёвая поросль)

в результате естественной гибели дерева или после его рубки (рис. 11). Возможно также формирование порослевых побегов из спящих почек, расположенных на оставшейся части ствола (стволовая поросль), однако по мере его разрушения такого рода поросль обычно погибает. Образование порослевых побегов из придаточных почек ствола карельской березы со временем способствует развитию у нее многоствольной (гнездовидной) формы роста (см. рис. 2, В; 12). В зависимости от условий произрастания такая поросль может сформировать полноценные деревья, и тогда образующееся «гнездо» состоит из нескольких стволов, варьируя от 2 до 8, редко более. Чаще такие многоствольные, или гнездовидные, деревья встречаются в природных популяциях карельской березы. Очевидно, что при росте «пучком» поросль березы легче преодолевает конкуренцию с травянистой растительностью, а затем и с древесной.

При вегетативном порослевом происхождении все стволы наследуют узорчатую текстуру древесины, что проявляется в виде выпуклостей на поверхности ствола (рис. 12, А). В случаях, если



Рис. 11. Внешний вид порослевых побегов спустя три года после незаконной рубки деревьев карельской березы (Заонежье, Медвежьегорский район, Республика Карелия)

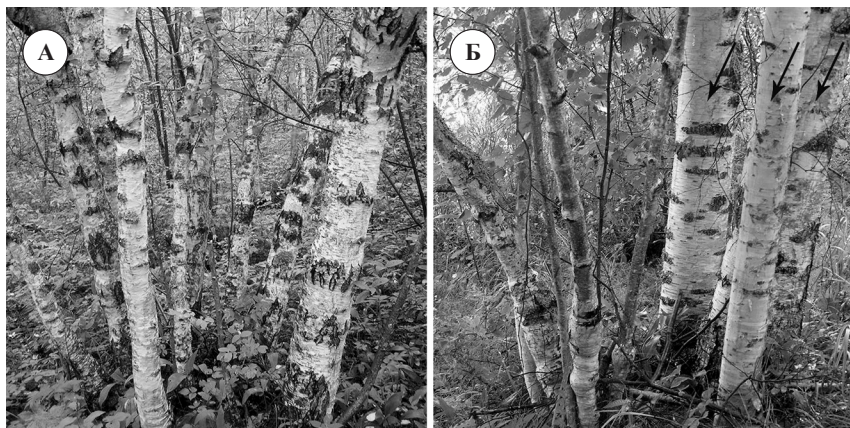


Рис. 12. Многоствольная, или гнездовидная, форма роста карельской березы: только порослевого происхождения (А) и с примесью семенного потомства березы пушистой (указаны стрелкой) (Б) в ботаническом заказнике «Анисимовщина» (Медвежьегорский район, Республика Карелия)

сформировавшаяся группа деревьев представлена не только карельскими, но и обычными березами, то, по всей вероятности, последние происходят из семян, случайно попавших в благоприятные условия на поверхность разлагающегося пня (рис. 12, Б). Такие случаи наблюдаются в природных популяциях и связаны с одно- или разновременным прорастанием семян как карельской, так и повислой (или пушистой) березы на очень близком расстоянии друг от друга. В искусственно созданных насаждениях при отсутствии ухода возможно прорастание семян обычных берез у основания ствола карельской березы.

Гнездовидная (многоствольная) форма роста, по всей вероятности, определила наблюдаемое иногда в природе размножение карельской березы отводками. Полегшие или наклонившиеся ветви или стволы в местах соприкосновения с почвой со временем могут укорениться. В местах укоренения развиваются новые побеги, дающие начало образованию самостоятельных деревьев (рис. 13). Специальные исследования, свидетельствующие о возможности вегетативного размножения карельской березы отводками, были



Рис. 13. Размножение карельской березы отводками (заказник карельской березы «Каккоровский», Прионежский район, Республика Карелия)

проведены в 50-е годы в Германии. По-видимому, способность к размножению отводками является одной из биологических особенностей березы, которая реализуется в отдельных ситуациях.

Определенную роль в возобновлении карельской березы в природных условиях играет ее способность к образованию спящих почек и формированию капов, которые отличаются высокой меристематической (образовательной) активностью. Обычно это наросты овальной формы у корневой шейки или на стволах. При ухудшении условий произрастания спящие почки капов дают побеги и, как правило, способствуют формированию кустарниковой формы роста растений. Развиваясь, они быстро могут занять вертикальное положение. Однако следует заметить, что капообразование у карельской березы хотя и происходит, но крайне редко.

Таким образом, в природных условиях вегетативное размножение карельской березы осуществляется преимущественно порослью и изредка отводками или путем образования капов.

2.2.2. Искусственное вегетативное размножение

Вследствие возникшей и обострившейся необходимости в сохранении и размножении уникальных форм карельской березы, достигших возраста 15–20 лет и старше (когда проявляются все ее ценные признаки), активно развивалось направление, связанное с разработкой и совершенствованием способов искусственного вегетативного размножения (см. рис. 8). Решение этого вопроса возможно за счет физиологического омоложения, или реювенилизации, деревьев. Омоложение предполагает стимулирование образования придаточных почек, например, за счет окучивания порослевых побегов, индукцию побегообразования путем обрезки деревьев, выполнения черенкования или прививки и т. д. Кроме того, реювенилизация тканей взрослых растений наблюдается в процессе культивирования *in vitro*.

Работы по разведению карельской березы путем стеблевого, или зеленого, черенкования проводились в Ленинградской, Московской областях, в Башкирии, а также в Латвии, Словакии и Финляндии. В качестве физиологически активных веществ обычно использовали индолилуксусную кислоту, индолилмасляную, парааминобензойную, фумаровую кислоты, полистимулин А-6 и другие вещества. Приживаемость укорененных растений в среднем составляла от 2 до 40 % в зависимости от используемого вещества и его концентрации, способа обработки, а также возраста размножаемого растения. К сожалению, для получения посадочного материала карельской березы способ размножения зелеными черенками оказался малоэффективным, поскольку наилучшие результаты по укоренению черенков получены только для молодых растений, когда еще отсутствуют косвенные признаки узорчатой древесины. В целом опыты показали, что карельская береза относится к трудноукоряемым породам, и поэтому размножение зелеными черенками как способ выращивания посадочного материала не получило широкого распространения.

Среди наиболее эффективных способов искусственного вегетативного размножения карельской березы оказалась прививка. В Карелии первые работы по осуществлению прививок у древесных растений, в том числе у карельской березы, были проведены в начале

1960-х годов. Результаты этих работ показали, что в открытом грунте средняя приживаемость привитых растений составляет не более 20 %. Однако этот показатель значительно повышается в случае использования теплиц. Подвоями обычно служили 3–5-летние растения березы повислой и/или березы пушистой. Ветви (привой) срезали с предварительно отобранных лучших деревьев карельской березы, отличающихся хорошо выраженными признаками, которые необходимо воспроизвести.

Все способы прививки древесных растений как у нас в стране, так и за рубежом основываются на использовании в качестве привоя зимних (в стадии относительного покоя) или летних (одревесневших) побегов. В Карелии для вегетативного размножения карельской березы чаще применялись такие способы прививки, как «за кору» и «в боковой разрез клинозаостренным основанием черенка», но наилучшие результаты получены при использовании способа прививки вегетирующим привоем, являющегося разновидностью способа «аблактировки», или сближения (рис. 14, А). Его отличительная черта заключается в том, что в качестве привоя используются активно вегетирующие ветви (в облиственном состоянии). Дополнительное водное питание, используемое при этом, обеспечивает тканям привоя необходимую оводненность, поддерживая тем самым процессы обмена веществ в период срастания прививаемых компонентов. Сам процесс прививки заключается в следующем: с помощью острого ножа (или лезвия бритвы) на поверхности как подвоя, так и привоя делают продольный срез длиной 5–7 см (по возможности по камбию без древесины). Затем полученные в результате срезов плоскости соединяются таким образом, чтобы ткани коры (живые зеленые клетки флоэмы) привоя и подвоя совпали. Если диаметр привоя меньше, чем у подвоя, то совмещение краев указанных тканей выполняется по одной стороне. При этом не допускается размещение плоскости среза привоя (в случае его меньшего диаметра) в центральной части стебля подвоя, т. е. на поверхности древесины (ксилемы) подвоя. Место прививки плотно закрепляется снизу вверх (чтобы капли воды не попадали внутрь при поливе или во время дождя) медицинским лейкопластырем (шириной 0,7 мм),

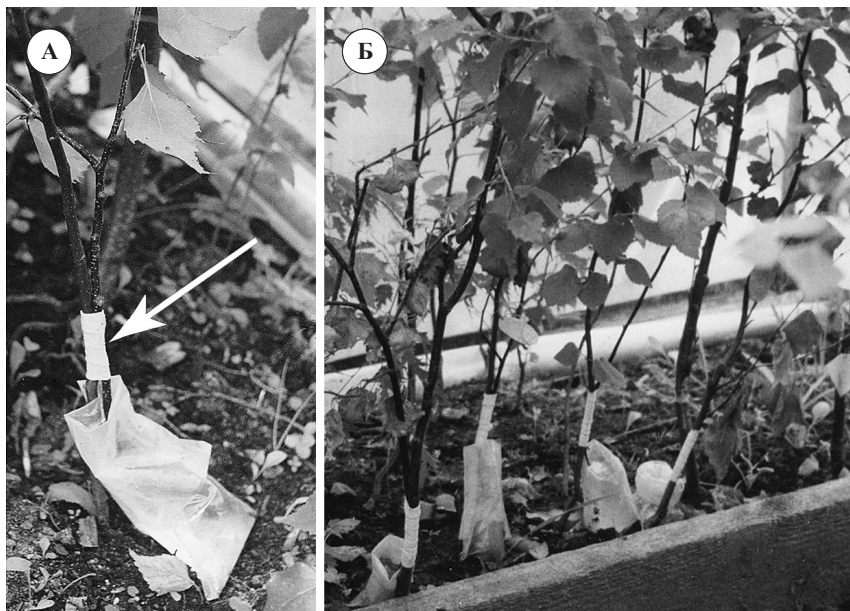


Рис. 14. Внешний вид растений карельской березы, привитых способом вегетирующего привоя с дополнительным водным питанием (место прививки указано стрелкой)

имеющим хлопчатобумажную основу. Через одну-две недели часть побегов на подвое обрезается, а через месяц убирается емкость с водой и секатором срезается базальная (нижняя) часть привоя. Верхняя (относительно места прививки) часть подвоя обрезается весной следующего года. Подвой у привитых компонентов выполняет сначала проводящую функцию, а затем механическую.

Обязательным условием для обеспечения высокой приживаемости прививок являются постоянный полив растений и добавление воды в емкости, в которых размещается базальная (нижняя) часть привоев. Приживаемость прививок в значительной степени определяется погодными условиями вегетационного периода: в жаркую солнечную погоду возможно усиление транспирации и подсыхание листьев на прививке, что требует дополнительного полива, в дождливое лето – при избыточной влажности – необходимо проводить проветривание теплицы.

Заметное влияние на приживаемость прививок в условиях Карелии оказывают сроки их выполнения. В частности, здесь наиболее оптимальным является период со второй половины июня по первую половину июля, причем в течение первого года привитые растения желательно выращивать в условиях закрытого грунта с использованием теплиц (рис. 14, Б). Низкая приживаемость наблюдается, как правило, при проведении прививочных работ в весенний период вследствие слабой активности процесса каллусообразования и возможности повреждения вновь образуемой каллусной ткани заморозками.

Длительный опыт применения различных способов прививки карельской березы показал, что какого-либо заметного влияния привоя на подвой и наоборот не наблюдается. Более того, у растений, полученных путем прививки, в пределах одного организма прививочные компоненты сохраняют морфологические особенности двух генетически разных растений, участвующих в образовании осевых элементов единого ствола (рис. 15, А). Так, если в качестве привоя используются 2–3-летние боковые побеги карельской березы, у которых, в отличие от центрального ствола, отсутствуют визуально заметные характерные для нее признаки, в дальнейшем, тем не менее, в древесине формируется узорчатый рисунок, соответствующий исходному дереву. При этом нижняя часть ствола (подвой) сохраняет признаки прямоволокнистой текстуры древесины, свойственной обычной березе (например, березе повислой или березе пушистой) (рис. 15, Б). Кроме того, по мере развития растений сохраняется и та скорость радиального прироста, которая свойственна каждому из деревьев. Например, если она интенсивнее у подвоя, то диаметр основания ствола (ниже границы срастания компонентов) в дальнейшем будет больше по сравнению с привоем (выше границы срастания компонентов прививки) (рис. 15, В). В противоположном случае активность роста по окружности ствола будет заметно выше у привоя по сравнению с подвоем (рис. 15, Г). Для клонового потомства нежелателен более медленный прирост по диаметру у подвоя, поскольку со временем это может явиться причиной гибели всей прививки. Замечено, если прививаемые компоненты различаются, например, по цвету коры, со временем степень этих различий становится более выраженной.

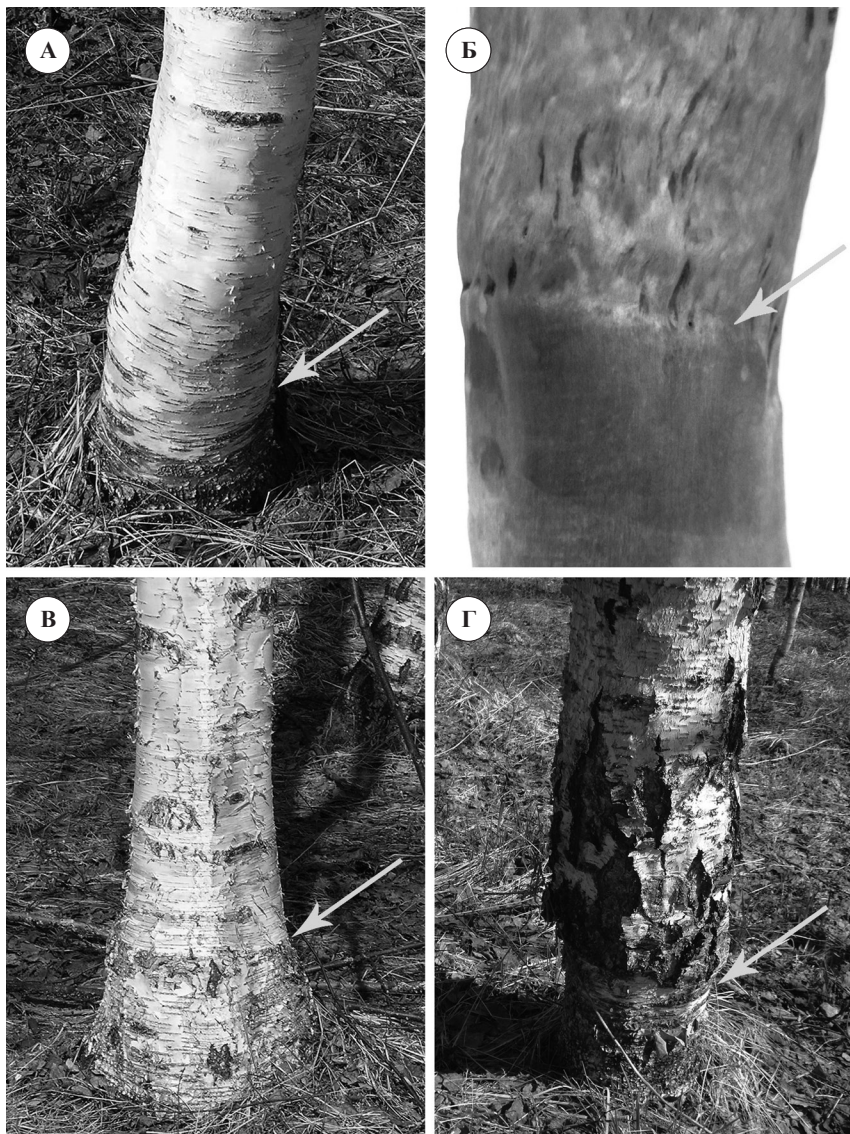


Рис. 15. Внешний вид зоны срастания (указана стрелкой) привитых растений в случаях равномерного развития радиального прироста (А), под снятой корой (Б) и при его ускоренном развитии у подвоя (В) или привоя (Г)

При изучении вопроса о генетической природе и биологической совместимости тканей различных видов и разновидностей березы нами проведены эксперименты по прививке в виде трансплантации тканей коры взрослых растений карельской березы на стволы обычной березы (рис. 16, А, Б). В этом случае происходит срастание генетически разнородных тканей в единую: под пересаженной корой карельской березы (донор) на стволе дерева обычной березы (реципиент) формируется свойственная первой узорчатая текстура древесины, а за пределами пересаженного участка сохраняется древесина растения-реципиента (рис. 16, Г).

В дальнейшем пересаженные ткани коры донора, располагаясь локально на стволе реципиента, продолжают развиваться и сохранять свои отличительные особенности, не изменяя при этом структуру окружающих тканей последнего (рис. 16, З).

В случае пересадки тканей «кольцом» (в виде пояса) (рис. 17, А, Б; 18, А) на поперечном спиле в центральной области располагается

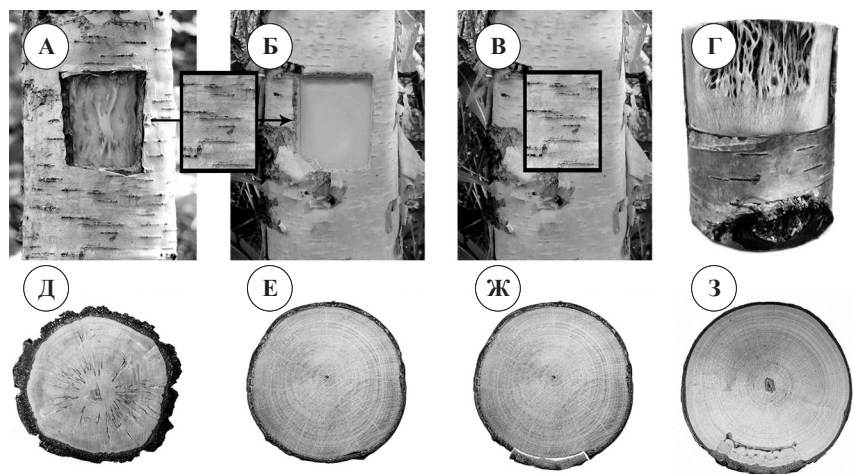


Рис. 16. Схема пересадки тканей коры карельской березы (донор) (А) на ствол березы пушистой (реципиент) (Б, В), двухкомпонентная древесина на растении-реципиенте спустя три года под снятой корой (Г). Поперечные спилы, соответствующие донору (Д), реципиенту до пересадки (Е), в момент пересадки (Ж) и спустя три года (З)

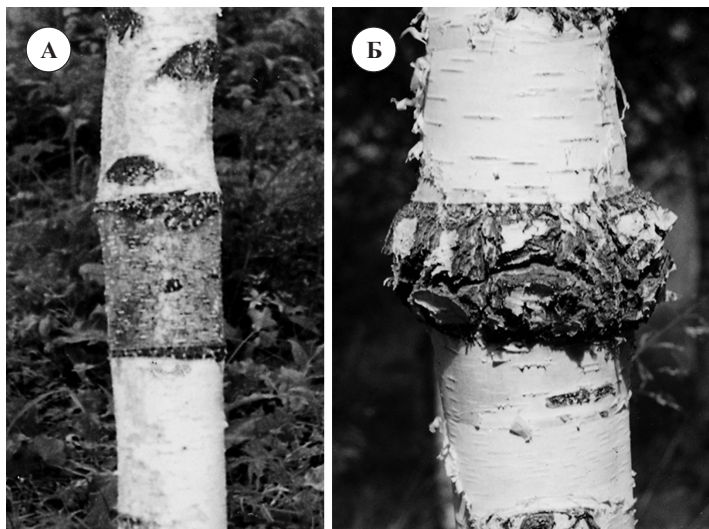


Рис. 17. Внешний вид ствола березы пушистой (растение-реципиент) в год кольцевой (в виде пояса) пересадки на нее коры карельской березы (А) и спустя 9 лет (Б)

древесина реципиента (березы пушистой), диаметр которой соответствует значению, зафиксированному на момент выполнения работ по трансплантации (рис. 18, Б). Вокруг нее в виде «кольца» просматривается раневая древесина, образованная в результате срастания тканей ствола двух разных организмов, которая в дальнейшем обрамляется древесиной донора. При этом в границах пересаженного участка (например, карельской березы) наблюдается ежегодный радиальный прирост, который не выходит за размеры пересаженного участка и не смещается по стволу ни вверх, ни вниз (рис. 18, А). Сектор, образующийся в области соединения (стыка) краевых частей пересаженной ткани донора (карельская береза), с годами расширяется за счет увеличения диаметра ствола и заполняется обычной древесиной реципиента (береза пушистая) (рис. 18, Б). Светлая полоса, заметная на древесине данного сектора, является следствием заживления раны, нанесенной в момент пересадки. На нижерасположенных слоях поперечных срезов такая полоса в древесине отсутствует.

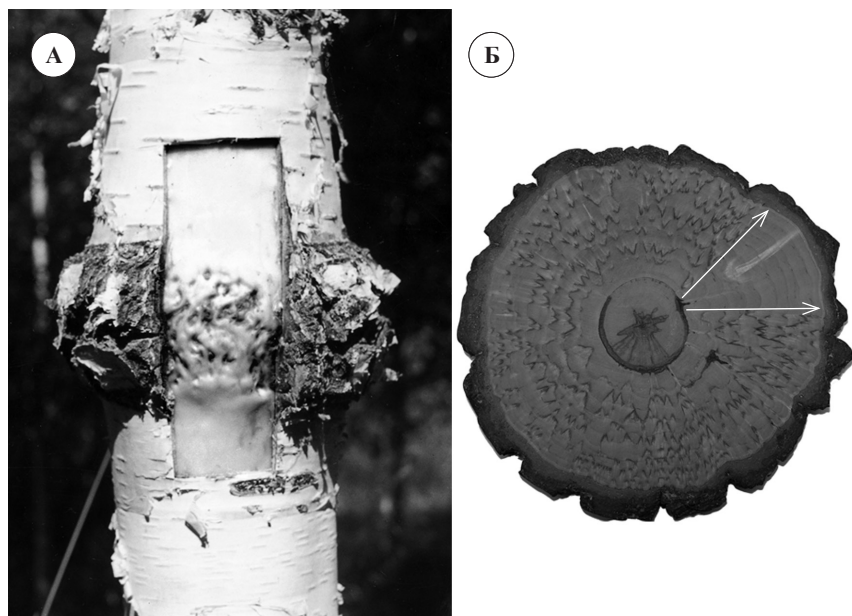


Рис. 18. Комбинированная текстура древесины после снятия коры на растении-реципиенте (А) и на поперечном спиле (Б). Стрелками указана область соединения краевых частей пересаженной ткани

В опытах по трансплантации коры в качестве донора мы использовали ткани карельской березы, узорчатая текстура древесины которой хорошо контрастирует с обычной древесиной в случае их срастания. Ткани для трансплантации берутся преимущественно с молодых или более зрелых деревьев. В последнем случае используется донорская кора с вершинной части ствола или со скелетных ветвей (с прямоволокнистой или слабовыраженной текстурой древесины), что облегчает выполнение операций по пересадке тканей и, кроме того, повышает их приживаемость. При этом способность донорской ткани к формированию узорчатой текстуры древесины не снижается, а наоборот, усиливается. Более того, установлено, что пересадка, сопровождаемая ранением, стимулирует формирование ярко выраженной узорчатой текстуры древесины под донорской корой, заготовленной с генетически предрасположенных к образо-

ванию такой древесины растений, но у которых этот процесс еще слабо заметен. Использование коры стволовой части с толстой, грубой коркой малопригодно для трансплантации, так как она имеет килевидные выросты на внутренней поверхности.

Феномен раннего и более отчетливого проявления узорчатой текстуры древесины у растений карельской березы, вызванное пересадкой их коры, названо «эффектом ранения». Вследствие этого формирование узорчатой текстуры в древесине донора в годичном кольце в первый год после пересадки не происходит в том случае, если в качестве донора использовали ткани боковых побегов карельской березы, которые имеют, как правило, обычную прямо-волокнистую древесину. Начиная со второго года после пересадки тканей наблюдалось активное развитие узорчатой древесины в радиальном направлении. В древесине реципиента (березы пушистой) ниже места пересадки тканей изменений не обнаружено. Влияние кроны дерева или корневой системы реципиента на процессы образования узорчатой текстуры древесины исключается. Особенно четко это проявляется при трансплантации тканей в виде «кольца», или пояса, поскольку в данном случае по окружности ствола «перерезаются» все нисходящие транспортные пути, и в случае отторжения пересаженной ткани растения-реципиенты погибали.

Примеры образования комбинированной по текстуре древесины, когда участки узорчатой древесины чередуются по окружности и длине ствола с участками обычной текстуры, обнаруживаются у деревьев карельской березы и в природных популяциях. Особенно ярко это явление выражено у карельской березы с шаровидноутолщенным типом поверхности ствола, у которого в местах утолщений формируется узорчатая текстура древесины, а между утолщениями – обычная текстура (см. рис. 5, В). Кора над узорчатой древесиной всегда в два-три раза толще, чем над древесиной, обычной по текстуре.

В целом для вегетативного размножения карельской березы наиболее эффективным среди известных является способ прививки вегетирующим привоем с дополнительным питанием, при

котором в качестве привоя можно использовать побеги не только в состоянии вынужденного покоя, но и активно вегетирующие. В Карелии эти работы желательно выполнять в теплицах. Сроки проведения работ определяются погодными условиями, но наиболее благоприятным является период со второй – третьей декады июня по первую декаду июля включительно. Имеющиеся генотипические особенности прививаемых компонентов и их фенотипическое проявление в дальнейшем сохраняются, в результате привой карельской березы имеет узорчатую текстуру древесины, присущую исходному растению. При трансплантации тканей карельской березы на стволы обычной березы также происходит органичное срастание генетически разнородных тканей, при этом формируется оригинальная комбинированная текстура древесины, состоящая из узорчатой и обычной прямоволокнистой. С возрастом, по мере латерального роста и увеличения окружности ствола, соответственно увеличивается и объем ежегодно нарастающей узорчатой древесины. Результаты, полученные в опытах по трансплантации тканей, свидетельствуют также о том, что формирование узорчатой текстуры древесины у карельской березы обусловлено генетически, поскольку влияние кроны дерева или корневой системы реципиента на процессы образования узорчатой текстуры древесины здесь полностью исключается.

ГЛАВА 3

КЛОНАЛЬНОЕ МИКРОРАЗМНОЖЕНИЕ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ *IN VITRO* И ВЫРАЩИВАНИЕ ПОСАДОЧНОГО МАТЕРИАЛА

Важной особенностью современного подхода к решению вопросов сохранения и воспроизводства ресурсов карельской березы являются разработка и внедрение современных биотехнологий, таких как, например, клональное микроразмножение, способствующих более эффективному и успешному восстановлению ее генофонда. В основе технологии клонального микроразмножения лежит реализация потенциальной способности вегетативных клеток высших растений развиваться в целый организм (на основе тотипотентности). Как известно, каждая клетка обладает полной генетической информацией, необходимой для роста и развития целого организма. Это означает, что под воздействием определенных факторов (например, гормональной природы) в соответствующих стерильных условиях культивирования *in vitro* из клеток изолированной меристематической (образовательной) ткани можно получить большое количество новых генетически однородных растений. При этом коэффициент размножения может достигать 10^5 – 10^7 растений в год, что в несколько сотен раз выше, чем при использовании обычных способов вегетативного размножения. Этот метод, кроме того, позволяет поддерживать морфо- и органогенез круглогодично и сохранять *in vitro* изолированную культуру в течение нескольких десятилетий, обеспечивая создание коллекции клонов (или генетического банка).

Процесс клонального микроразмножения состоит из ряда последовательных этапов, каждый из которых имеет свои особенности (рис. 19). Первый этап клонального микроразмножения в культуре тканей включает отбор растений, вегетативные ткани которых предполагается использовать для размножения, и введение их в культуру *in vitro* (рис. 19, I). Для диагностики карельской березы часто применяют метод «окошка», или снятие участка коры, под которой поверхность древесины будет рельефной при наличии узорчатости или гладкой – при ее отсутствии.

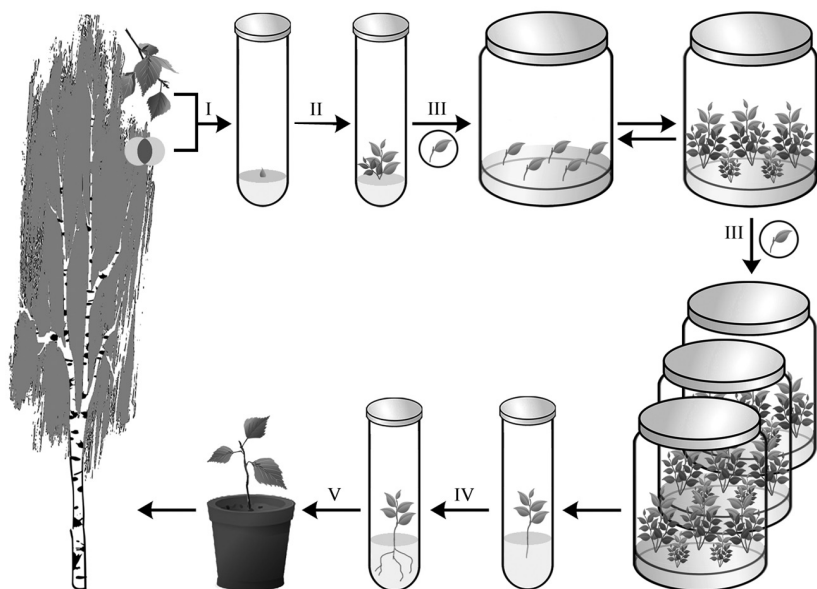


Рис. 19. Схема клонального микроразмножения карельской березы: отбор генотипов и получение стерильной меристемы и ее производных (I), инициация роста имеющихся меристем (II), собственно размножение (мультипликация, копирование побегов) (III), корнеобразование (ризогенез) (IV), адаптация к нестерильным условиям среды (V)

Сбор побегов в природных условиях, как правило, проводится в период вынужденного покоя растений (рис. 20, А, Б). После распускания вегетативных почек в лабораторных условиях (рис. 20, В) обычно предпочтение отдается тем из них, которые имеют ауксибласты (удлиненные побеги) (рис. 21, А). Однако у березы при раскрытии почек часто развиваются не только ауксибласты, но и брахибласты (укороченные побеги) (рис. 21, Б), а в урожайные годы – еще и женские соцветия (рис. 21, В). Для клонального микроразмножения карельской березы нами используется преимущественно апикальная (верхушечная) меристема вегетативных почек ауксибластов, представленная конусом нарастания с 2–3 примордиальными листьями.



Рис. 20. Побеги карельской березы, взятые для размножения (А), в состоянии вынужденного покоя (Б) и перед введением в культуру тканей (В).
Здесь и на рис. 21 и 22: масштабная линейка – 1 см



Рис. 21. Разные варианты развития вегетативных почек березы в весенний период: ауксибласт (удлиненный побег) (А), брахибласт (укороченный побег) (Б) или женское соцветие с 1–2 листьями у его основания (В)

Известно, что среди всех растений древесные виды – самые трудные объекты для культуры *in vitro*, поскольку многие ткани и органы у них являются средой обитания различных микроорганизмов и/или грибов, что значительно затрудняет соблюдение

стерильности. Поэтому определяющее значение на начальном этапе клонального микроразмножения имеет получение культуры, свободной от микрофлоры, находящейся на поверхности растительной ткани (с помощью различных антисептических и дезинфицирующих веществ), и получение меристемы и ее производных, сохраняющих морфогенетический потенциал, т. е. способность тканей к делению и дальнейшему развитию. При недостаточной стерилизации исходной ткани присутствующая на ней патогенная микрофлора активно развивается, подавляя рост и развитие образовательной ткани.

Поскольку растительные клетки, используемые для культуры *in vitro*, очень чувствительны к воздействию стерилизующих веществ, необходимо тщательно подходить к выбору антисептика, его концентрации и времени воздействия для каждого конкретного типа ткани с таким расчетом, чтобы дезинфицирующий раствор не замедлял процессы морфогенеза, ослабление которых приводит к омертвлению (или некрозу) образовательной ткани. Например, в качестве антисептика вегетативных почек карельской березы часто используются растворы 0,25–1 % гипохлорита натрия и 70 % этанола. Получение стерильной меристемы и ее производных у генотипов карельской березы в культуре *in vitro* занимает обычно от 3–4 недель до нескольких месяцев.

После стерилизации исходный растительный материал помещается в стерильные условия на поверхность питательной среды (рис. 22, А, В), обеспечивающей морфо- и органогенез (см. рис. 19, II). Развитие присутствующей микрофлоры или появление некроза обнаруживается обычно спустя 5–10 дней после размещения сегментов на питательной среде. У большинства деревьев образовательная ткань проявляет высокую регенерационную активность *in vitro* и, как правило, спустя две недели после введения формирует пазушные побеги. Почти все они сохраняют способность к морфогенезу в течение 30 дней и более (рис. 22, Б, Г). Заметим, что количество вегетативных почек, участвующих во введении в культуру, не влияет на проявление способности образовательной ткани отдельных генотипов к морфо- и органогенезу.

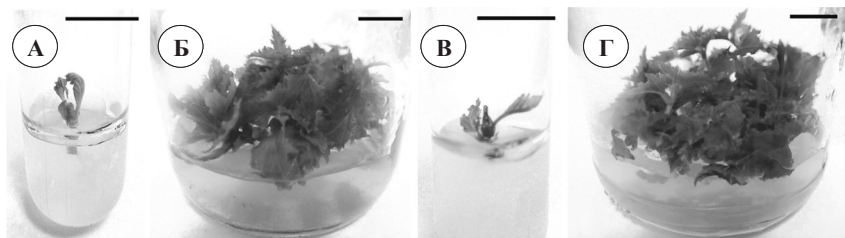


Рис. 22. Состояние клона карельской березы 1Ан (А, Б) (из ботанического заказника «Анисимовщина», Медвежьегорский район, Республика Карелия) и клона 81Н/2 (В, Г) (из Заонежской плантации, Медвежьегорский район, Республика Карелия) после введения в культуру тканей (А, В) и к 8-му пасажу (Б, Г)

Следующим этапом является образование новых побегов, или собственно размножение (мультипликация, или копирование) (рис. 19, III), которое осуществляется на питательной среде, обеспечивающей морфо- и органогенез. С этой целью вновь образуемые побеги разрезаются на сегменты, включающие стебель (длиной около 2–3 мм) и 1–2 листовые пластинки, и размещаются на поверхности полутвердой (агаризованной) питательной среды. При соответствующей температуре, освещении и других условиях на каждом отдельном сегменте *in vitro* образуются новые пазушные побеги в виде пучков, состоящих из 3–4 штук. Формирующиеся побеги постепенно удлиняются, после чего они вновь используются для мультипликации, или многократного получения побегов *de novo*. Обычно для этого спустя 3–4 недели процесс повторяется, и снова на каждом сегменте образуются новые пазушные побеги. По мере нарастания биомассы и увеличения числа побегов, а также с целью сохранения жизнеспособности меристемы и ее способности к делению регулярно проводится субкультивирование (пассаж), или пересадка тканей вновь образуемых побегов на свежую питательную среду. Этот процесс является обязательным, поскольку по мере роста и развития культуры происходит истощение питательной среды и/или ее высыхание.

В состав питательной среды обычно входят минеральные вещества, которые необходимы для нормального роста и развития растений. Обязательными компонентами являются азот, фосфор, сера, каль-

ций, калий, магний, железо, марганец, медь, цинк, молибден и бор. Из них первые шесть требуются в сравнительно большом количестве, остальные – в значительно меньшем. Подавляющая часть растительных клеток способна синтезировать важнейшие витамины и ростовые вещества (фитогормоны), но, очевидно, в недостаточных количествах, поэтому они также входят в состав питательной среды. Важную роль для роста и развития культуры тканей играют витамины группы В и инозит. Использование низких концентраций ростовых веществ или даже их полное исключение инициируют образование пазушных побегов, препятствуют каллусообразованию или значительно снижают скорость формирования каллуса, вследствие этого почти полностью исключают появление хромосомных aberrаций, которые обычно характерны для каллусной ткани. Оптимально подобранный состав питательной среды способствует формированию пазушных побегов и их удлинению, о чем может свидетельствовать активное функционирование проводящей системы и формирование листовых пластинок.

Установлено, что *in vitro* изолированные сегменты тканей и формирующиеся побеги, даже содержащие хлорофилл, не являются автотрофами в общепринятом смысле, так как характеризуются преимущественно миксотрофным типом питания. Экспериментально доказано, что для большинства растений лучшим источником углерода является сахароза в концентрации от 2 до 5 %. При этом в питательную среду, как правило, добавляется агар, который в воде образует гелеобразную среду и поддерживает побеги на поверхности (ткань, погруженная в жидкость, может погибнуть от недостатка кислорода). Кислотность среды устанавливается обычно в пределах 5,6–5,8 рН, для того чтобы сохранить гелеобразующие свойства агара и обеспечить поступление веществ в растущую ткань.

Способность растений к размножению, как известно, генетически обусловлена, поэтому степень ее реализации у разных генотипов в культуре изолированных тканей не является одинаковой. Время, необходимое для процесса морфогенеза и восстановления целого организма растений березы в культуре *in vitro*, зависит от типа исходной ткани и ее физиологического состояния, возраста исходного дерева, видовых и индивидуальных особенностей организма, а так-

же от условий культивирования (температура, интенсивность освещения, фотопериод, относительная влажность воздуха).

Установлено, что вегетативное размножение различных видов древесных растений, в том числе и карельской березы, в культуре тканей может происходить тремя путями:

- за счет активации развития уже имеющихся в растениях меристем в пазушных (аксиллярных) почках стебля;
- за счет индукции образования новых придаточных (адвентивных) побегов непосредственно из ткани листа или каллуса;
- за счет возникновения почек или эмбриоидов (соматический эмбриогенез) из каллусной ткани, суспензионной культуры клеток или протопластов.

Как известно, активация пазушных (аксиллярных) меристем предполагает устранение апикального (верхушечного) доминирования, в результате под влиянием экзогенных гормонов образуются боковые побеги. В культуре такого типа участвуют уже сформировавшиеся меристемы, особенностью которых является генетическая стабильность. Два других способа предполагают формирование новых меристематических клеток среди ранее специализированных в результате процесса дедифференциации. В частности, придаточные (адвентивные) побеги могут формироваться непосредственно на вводимой *in vitro* ткани (части стебля, листа и пр.), как правило, после образования культуры каллуса, что обусловлено способностью растений к регенерации утраченных частей и органов. При размножении карельской березы в культуре тканей для сохранения генетической стабильности клона целесообразно использовать развитие уже имеющихся в растениях меристем в пазушных (аксиллярных) почках стебля, не допуская или сводя к минимуму каллусообразование.

В целом показано, что вегетативные ткани, полученные из растений, находящихся в поздней генеративной и постгенеративной (синильной) фазе развития, способны к морфо- и органогенезу *in vitro*, хотя клетки разных органов дерева или участка ткани реализуют ее неодинаково. Важными факторами, влияющими на реализацию этой способности, выступают физиологическое состояние исходной ткани, ее происхождение, а также состав питательной среды.

При этом если субкультивирование побегов не обеспечивается вовремя, то культура *in vitro* может погибнуть. Процесс переноса растений на свежую среду продолжается многократно, может поддерживаться не один год и зависит от потребности в количестве клонов и объема посадочного материала.

Важный этап процесса клонального микроразмножения – это индукция корней (ризогенез) (рис. 19, IV). При органогенезе *in vitro* образование побегов и корней происходит последовательно, и для их формирования необходимы разные по составу питательные среды. На этом этапе отбираются побеги размером 1,5–3 см с хорошо развитыми листовыми пластинками, которые переносят на другую питательную среду, а спустя 10–15 дней у них наблюдается корнеобразование (рис. 23, А). Как правило, у большинства побегов (от 80 до 100 %) *in vitro* активно формируется корневая система. Ризогенез можно усиливать путем снижения концентрации макроэлементов в среде и добавления фитогормона ауксина (индолил-3-масляной кислоты в концентрации 0,1–0,5 мг/л).

Однако бывают случаи, когда растения-регенеранты, не сформировавшие корни *in vitro*, тем не менее, сохраняют свою жизнеспособность после высадки в почву. В этом случае рост и развитие корневой системы особенно сильно зависит от температуры и влажности почвы.

Пересадка растений-регенерантов (или растений, полученных в культуре тканей) в субстрат (рис. 23, Б) и их адаптация к нестерильным условиям среды является ответственным этапом, завершающим процесс клонального микроразмножения (рис. 19, V). Адаптация растений-регенерантов карельской березы (особенно в первые две недели) и их последующее дорастивание проводятся в условиях закрытой корневой системы в теплицах. Укорененные в стерильных условиях побеги (рис. 23, А) переносятся, например, в кассеты Plantek-F (рис. 23, Б), заполненные торфом. При этом важно учитывать сроки высадки растений и условия культивирования, при которых их потери будут минимальными. Успешность данного этапа в значительной степени зависит от влажности воздуха, особенно в первые две недели адаптации растений к условиям почвы.



Рис. 23. Растения-регенеранты карельской березы, полученные *in vitro* (А), высаженные в кассеты Plantek-F (Б) и спустя три месяца (В) (масштабная линейка А – 1 см; Б, В – 10 см)

Если при влажности воздуха ниже 90 % испарение воды листьями не будет компенсировано поглощением воды корнями, то водообмен нарушится и растения могут погибнуть. Весной следующего года растения пересаживают из кассет в полиэтиленовые вазоны (для доращивания) (рис. 23, В) или в полевые условия.

Внешне растения-регенеранты перед высадкой в кассеты напоминают всходы, полученные из семян, но отличаются отсутствием округлых семядолей с ровным краем. У них все листья имеют зубчатый край, по форме и расположению на стебле сходны с таковыми взрослого растения (рис. 23, А). В последние годы нами отработана технология круглогодичного получения расте-

ний-регенерантов. Высокий уровень их приживаемости (более 80 %) свидетельствует о возможности выращивания посадочного материала с закрытой корневой системой не менее двух раз в год, что снижает сезонную зависимость работ при массовом выращивании карельской березы.

Опыт показывает, что из всех современных биотехнологий наиболее перспективным для сохранения и воспроизводства карельской березы является способ вегетативного размножения путем регенерации и клонирования пазушных побегов в культуре *in vitro*, в результате которого полученные растения сохраняют генетические свойства исходных образцов, имеющих ярко выраженные признаки узорчатой текстуры древесины (рис. 24).

Таким образом, для сохранения карельской березы, наряду с традиционными способами размножения, необходимо привлекать и использовать современные биотехнологии, которые позволяют решать эту задачу более эффективно. Однако многолетний опыт показывает, что использование методов *in vitro* для клонального



Рис. 24. Карельская береза *in vitro* (А) и спустя 4 года после посадки с характерными для нее утолщениями на поверхности ствола (Б)

размножения карельской березы имеет свои особенности, которые необходимо учитывать: правильный выбор исходных генотипов; использование вегетативного размножения путем регенерации пазушных побегов в культуре *in vitro*; подбор оптимальной концентрации фитогормонов (цитокининов и ауксинов), не допускающих формирование каллусной ткани (и соответственно соматической изменчивости) и др.

ГЛАВА 4

НЕКОТОРЫЕ ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО РАЗМНОЖЕНИЮ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

1. Отбор исходных деревьев карельской березы следует проводить с учетом ее биологических особенностей, а для диагностики узорчатой древесины желательно применять метод «окошка» (т. е. снятие участка коры, под которой поверхность древесины будет рельефной при наличии узорчатости или гладкой – при ее отсутствии).

2. Для получения семенного потомства следует проводить контролируемое опыление между собой деревьев карельской березы, характеризующихся хорошо выраженными признаками узорчатой текстуры древесины.

3. В качестве посадочного материала рационально использовать саженцы вегетативного происхождения (клональное микроразмножение, прививки).

4. При клональном микроразмножении важно правильно выбирать тип растительной ткани и учитывать ее физиологическое состояние. Целесообразно применять апикальные меристемы вегетативных почек. Наиболее благоприятным периодом для отбора растительного материала и получения культуры тканей является начало вегетации карельской березы (март-май). С целью сохранения генетического разнообразия природных популяций карельской березы допускается использование проростков гибридных семян для клонального микроразмножения.

5. Вегетативное размножение в культуре тканей необходимо осуществлять путем регенерации пазушных побегов, обеспечивающим генетическую стабильность полученных клонов.

6. При подборе оптимальной концентрации фитогормонов не следует допускать формирование каллусной ткани. Наилучшей является питательная среда, содержащая цитокинин (в форме 6-бензиламинопурина) в концентрации 0,5–1,0 мг/л.

7. При адаптации укорененных растений необходимо создавать эффект «влажной камеры».

8. Посадочный материал желательно выращивать с закрытой корневой системой.

9. Важной составляющей мероприятий по воспроизводству карельской березы должно стать развитие плантационного выращивания этой ценной породы. Густота посадки при создании культур плантационного типа составляет от 600 до 2000 растений на 1 га в зависимости от происхождения и качества посадочного материала.

10. При создании насаждений карельской березы важное значение имеют агротехнические (главным образом, скашивание высокостебельной травянистой растительности), а затем лесоводственные мероприятия (прежде всего удаление семенного потомства сопутствующих древесных пород). При необходимости могут применяться гербициды (соблюдая ограничения по срокам их применения и концентрациям).

11. Для защиты культур от повреждений животными (мышевидные грызуны, зайцы, лоси) следует применять специальные ограждения или проводить защитную обработку растений специальными составами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние десятилетия во многих странах и регионах заметно обострилась проблема сохранения и восстановления генофонда редких и исчезающих видов растений, в том числе древесных. В их ряду особое место занимает карельская береза *Betula pendula* var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, получившая широкую известность благодаря уникальной, высокоценной узорчатой древесине.

К факторам антропогенной природы, вызывающим уменьшение численности карельской березы и сокращение ее природных популяций, следует прежде всего отнести выборочные (зачастую незаконные) рубки, проводившиеся в течение длительного времени. В результате таких рубок многие природные популяции оказались представленными главным образом деревьями со слабо выраженной текстурой древесины или измененной формой роста, сформированной порослевыми побегами вокруг пней, оставшихся от спиленных или срубленных деревьев. Кроме того, характерные места обитания карельской березы (заброшенные пастбища, земли, ранее использовавшиеся в сельском хозяйстве, и т. п.) постепенно исчезают или подвергаются значительному изменению, что препятствует естественному появлению здесь карельской березы и вызывает смену пород. Следствием наблюдаемых процессов в перспективе может стать полное исчезновение карельской березы в Карелии. По-видимому, такие процессы уже произошли в странах Западной Европы, например, в Дании, Германии и Чехии, где еще в начале 20-го века росла карельская береза. Но в отличие от западноевропейских стран, где преобладают урбанизированные территории, в Карелии, наоборот, происходит «одичание» многих территорий и зарастание бывших сельскохозяйственных угодий лесом.

Следует признать, что почти 100-летний период оказался явно недостаточным для получения полных знаний относительно закономерностей роста и развития карельской березы, а также условий, необходимых для ее искусственного выращивания. Создание лесных культур карельской березы, осуществленное в основном в 1970-е и 1980-е годы по используемой на тот период технологии (из семян от свободного

опыления, с высокой нормой посева в питомниках и т. д.) на больших площадях, не дало ожидаемых результатов. Современные данные показывают, что успешность создания культур карельской березы определяется главным образом происхождением посадочного материала и проведением регулярных уходов.

Как и многие другие представители рода *Betula* L., в естественных условиях (при свободном опылении) карельская береза размножается главным образом семенным путем, но при этом в потомстве обнаруживаются особи как с признаками узорчатой древесины, так и с обычной прямоволокнистой текстурой. Однако доля потомков с узорчатой древесиной значительно возрастает при проведении искусственного контролируемого опыления. Вегетативное размножение карельской березы в природных условиях происходит гораздо реже и осуществляется в основном за счет образования поросли и изредка отводков или капов. Искусственное воспроизводство может осуществляться стеблевым черенкованием или трансплантацией тканей (частей стебля), но наиболее эффективным является прививка. Для сохранения генофонда карельской березы и ее расширенного воспроизводства, наряду с традиционными способами семенного и вегетативного размножения, необходимо активнее использовать современные биотехнологии. Наиболее перспективной среди них является технология клонального микроразмножения в культуре *in vitro*.

Основой воспроизводства карельской березы должно стать развитие плантационного выращивания этой ценной породы. Исходным материалом при этом могут служить природные популяции (до 2 тысяч деревьев) и искусственные насаждения, в том числе созданные в Республике Карелия (архив клонов, плантации и пр.) преимущественно в 1970-е и 1980-е годы, где сохранилось к настоящему времени около 5 тысяч деревьев.

Сегодня ясно, что для эффективного выполнения работ по сохранению карельской березы и искусственному воспроизводству ее ресурсов требуются фундаментальные знания, соответствующий практический опыт, а также значительные затраты не только на проведение исследований, но и на регулярные уходы в период ее выращивания. Только в этом случае удастся не только сохранить этот уникальный вид древесных растений, но и обеспечить его расширенное воспроизводство.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Байбурина Р. К. Микроклональное размножение взрослых гибридов березы карельской в культуре тканей // Растительные ресурсы. 1998. Т. 34, вып. 2. С. 9–22.

Баранов О. Ю. Популяционно-генетическая структура представителей рода *Betula L.* на территории Беларуси и ее использование в лесной селекции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Гомель, 2003. 24 с.

Ветчинникова Л. В. Береза: вопросы изменчивости / Под ред. А. Ф. Титова. М., 2004. 183 с.

Ветчинникова Л. В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula L.* / Под ред. А. Ф. Титова. М., 2005. 269 с.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза в заказниках Республики Карелия: история, современное состояние и проблемы // Ботан. журн. 2018. Т. 103, № 2. С. 256–265.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Кузнецова Т. Ю. Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. Петрозаводск, 2013. 312 с.

Евдокимов А. П. Биология и культура карельской березы. Л., 1989. 228 с.

Ермаков В. И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л., 1986. 144 с.

Ермаков В. И., Новицкая Л. Л., Ветчинникова Л. В. Внутри- и межвидовая трансплантация коры березы и ее регенерация при повреждении. Петрозаводск, 1991. 184 с.

Коровин В. В., Новицкая Л. Л., Курносков Г. А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М., 2003. 280 с.

Красная книга Республики Карелия / Под ред. Э. В. Ивантера, О. Л. Кузнецова. Петрозаводск, 2007. 368 с.

Лаур Н. В. Селекционные методы разведения карельской березы: Учеб. пособие. Петрозаводск, 2002. 44 с.

Любавская А. Я. Карельская береза. М., 1978. 158 с.

Соколов Н. О. Карельская береза. Петрозаводск, 1950. 116 с.

Щурова М. Л. Состояние насаждений карельской березы в Республике Карелия // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: Материалы междунар. конф. Петрозаводск, 2011. С. 306–309.

Дополнительная литература

Барсукова Т. Л. Изменчивость, отбор и разведение березы карельской в Беларуси: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Гомель, 1995. 21 с.

Ветчинникова Л. В., Зимина С. Н., Бумагина З. Д. Опыт проведения прививок березы карельской вегетирующим привоем // Селекционно-генетические исследования древесных растений в Карелии. Петрозаводск, 1987. С. 44–49.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Рендаков Н. Л. Оценка генетического разнообразия популяций карельской березы в Карелии с помощью микросателлитных маркеров // Экологическая генетика. 2012. Т. 10, вып. 1. С. 34–37.

Катаева Н. В., Бутенко Р. Г. Клональное микроразмножение растений. М., 1983. 96 с.

Лаур Н. В. Лесной генетико-селекционный комплекс Карелии (особенности создания, анализ состояния, научное обоснование развития): Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. М., 2012. 38 с.

Любавская А. Я. Селекция и разведение карельской березы. М., 1966. 124 с.

Матвеева Т. В., Машикина О. С., Исаков Ю. Н., Лутова Л. А. Молекулярная паспортизация клонов карельской березы при помощи ПЦР с полуслучайными праймерами // Экологическая генетика. 2008. Т. 6, № 3. С. 18–23.

Побирушко В. Ф. Распространение и изменчивость березы карельской в Беларуси // Ботаника: Сб. науч. тр. Вып. 31. Минск, 1992. С. 31–39.

Романовский М. Г. Статистический подход к описанию полиморфизма карельской березы // Генетика. 1986. Т. XXII, № 1. С. 86–94.

Савельев О. А. Автовегетативное размножение ценных форм карельской березы: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. СПб., 1992. 19 с.

Hagqvist R., Mikkola A. Visakoivun kasvatus ja käyttö. Metsäkustannus Oy, 2008. 168 s.

Kosonen M., Leikola M., Hagqvist R. et al. Visakoivu. Curly birch. Kustannusosakeyhtiö Metsälehti. 2004. 201 p.

Pagan J., Paganová V. Breza biela svalcovitá (*Betula alba* L. var. *carelica* Merk.) na Slovensku. Curly birch in Slovakia. Zvolen: Technická univerzita, 1994. N 10. 75 s.

Raulo J., Sirén G. Neljän visakoivikon päätehakkuun tuotos ja tuotto // Silva Fennica. 1978. Vol. 12, N 4. P. 245–252.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. История изучения и биологические особенности карельской березы	6
1.1. Краткая история изучения	6
1.2. Ареал карельской березы	7
1.3. Биологические особенности карельской березы	8
Глава 2. Основные способы размножения карельской березы	15
2.1. Семенное размножение	15
2.2. Вегетативное размножение	20
2.2.1. Вегетативное размножение в природных условиях	20
2.2.2. Искусственное вегетативное размножение	24
Глава 3. Клональное микроразмножение карельской березы <i>in vitro</i> и выращивание посадочного материала	34
Глава 4. Некоторые практические рекомендации по размножению карельской березы	45
Заключение	47
Рекомендуемая литература	49

Научное издание

**Ветчинникова Лидия Васильевна,
Титов Александр Федорович,
Кузнецова Татьяна Юрьевна**

**КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА:
БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
И СПОСОБЫ РАЗМНОЖЕНИЯ**

Учебно-методическое пособие

*Печатается по решению Ученого совета
Института леса КарНЦ РАН*

Редактор *Л. В. Кабанова*
Оригинал-макет *М. И. Федорова*

Подписано в печать 14.03.2018 г. Формат 60х84^{1/16}.
Гарнитура Times. Печать офсетная.
Уч.-изд. л. 2,5. Усл. п. л. 3,02.
Тираж 300 экз. Заказ № 479.

Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр Российской академии наук»
Редакционно-издательский отдел
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50